

CHAPITRE 4

TRANSFERT D'EAU DANS LE SYSTEME SOL - PLANTE

par A. BERGER * et I. RAMADAN *

Une des actions de la salinité sur le comportement écophysiologique des végétaux passe par l'alimentation en eau, soit d'après la théorie de Schimper, directement par la modification du potentiel hydrique * du substrat dans lequel la plante absorbe l'eau, soit par la modification de perméabilité pour l'eau des racines (O'Leary, 1969).

Heurteaux et Servant, *supra p.*, montrent qu'étant donné la texture de la plupart des sols halomorphes de Camargue, l'ascension capillaire est en général suffisante pour alimenter en eau, à partir de la nappe aquifère, la zone d'aération du sol. Dans ces conditions, la contrainte hydrique serait due essentiellement au potentiel osmotique des solutions salines dans cette zone. Or, les observations de terrain montrent que la salinité de la zone d'aération du sol ne permet pas d'expliquer la répartition des groupements végétaux, qui est par contre en très bonne corrélation avec la salinité de la nappe aquifère.

L'existence d'un système racinaire profond et diffus permettrait alors d'expliquer la corrélation entre la salinité de la nappe et les groupements végétaux. L'étude des relations entre le potentiel hydrique de la plante et celui de la nappe devrait permettre d'étayer cette hypothèse.

Chez les glycophytes, un certain nombre de modèles permettent de prévoir, à partir des données microclimatologiques, édaphologiques et écophysiologiques, l'évolution de l'état hydrique du végétal au cours de la journée et de périodes de quelques jours.

Van den Honert (1948) en reprenant les idées de Gradmann (1928) propose, pour décrire la circulation de l'eau dans n'importe quelle zone du système sol-plante, en régime permanent la relation :

(*) Département de Physiologie écologique C.E.P.E.-C.N.R.S., B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex (France).

$$J = - \Delta \psi / R \quad (1)$$

relation dans laquelle J est le flux en unité de masse par unité de temps, $-\Delta \psi$ la chute de potentiel hydrique à travers la zone envisagée et R la résistance opposée par cette zone à la circulation de l'eau.

Le potentiel hydrique des plantes (ψ_{pl}) est alors relié à celui du sol (ψ_s) par :

$$\psi_{pl} = \psi_s - JR \quad (2)$$

En milieu salé le potentiel hydrique du sol est diminué par les interactions avec des substances dissoutes plus ou moins absorbées par la plante π , des interactions capillaires τ et l'action de pressions ou de tensions hydrostatiques liées au niveau de la nappe.

$$\psi = \pi + \tau + p \quad (3)$$

Dans le végétal la décomposition du potentiel en différents termes n'est pas possible sur la base du végétal entier. Il faut distinguer dans celui-ci, deux milieux qui présentent une répartition très différente.

Dans le milieu extracellulaire — parois cellulodiques et vascularisation — un potentiel de l'ordre de -20 bars sera essentiellement dû à une composante hydrostatique de l'ordre de -18 bars et une composante osmotique de l'ordre de -2 bars. Dans le milieu intracellulaire et notamment dans la vacuole le même potentiel de -20 bars sera obtenu par une composante osmotique très fortement négative -25 bars par exemple et une composante hydrostatique positive de l'ordre de $+5$ bars (potentiel de turgescence *).

L'expression (2) suppose une relation linéaire entre J et ψ_{pl} et indique que lorsque J devient nul le potentiel du sol et celui de la plante deviennent égaux. Ceci a été vérifié en milieu non salé. En est-il de même en milieu salé ou bien l'interaction des flux d'eau et de solutés introduit-elle — comme c'est le cas parfois chez les glycophytes d'après Fiscus (1975) — une forte déformation de la relation (2) ?

Lorsque le flux devient nul, ψ_{pl} doit tendre vers ψ_s valeur qui intègre : le potentiel des différentes strates de sol exploitées par les racines, la quantité et l'activité des racines dans chaque strate. Observe-t-on, sur le terrain, un tel équilibre entre le potentiel hydrique du végétal et celui de la nappe dans lequel il s'alimente plus ou moins directement ?

Des études de terrain et de laboratoire entreprises ces dernières années dans le cadre du programme « Biocoénoses halophiles » de la D.G.R.S.T. apportent une contribution à ce problème particulier.

4.1. MATERIEL ET METHODE

Potentiel hydrique

Le potentiel hydrique a été mesuré par la méthode de la chambre en pression (Scholander *et al.*, 1965). L'ascension de la sève dans le végétal développe des tensions élevées sans qu'il se produise de rupture dans la colonne d'eau. La méthode proposée permet de mesurer ces tensions. Lorsque l'on coupe un rameau, la sève sous tension se trouve brusquement ramenée à la pression atmosphérique, ce qui provoque une rétraction de la colonne de sève à l'intérieur des vaisseaux. Le rameau placé dans une chambre, l'extrémité sectionnée dépassant à l'extérieur, est soumis à une surpression croissante. On mesure alors la pression pour laquelle la sève affleure à nouveau au niveau de la section. Cette pression (P) est égale à la tension — P.

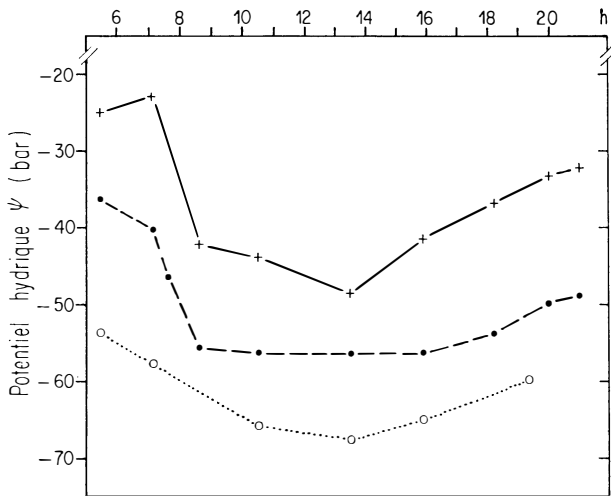


Fig. 4.1 — Evolution journalière du potentiel hydrique de *Salicornia fruticosa* L. dans la zone 4 (+—+) et la zone 6 (●---●) du *Salicornietum fruticosae* et de l'*Arthrocnemum glaucum* L. limitant celui-ci au sud du transect Gacholle nord (o....o). Deux valeurs caractérisent ces courbes, la valeur maximale (ψ_{\max}) observée le matin avant le lever du soleil et la valeur minimale (ψ_{\min}) observée au milieu de la journée.

L'expression suivante permet de relier la tension hydrostatique dans la vascularisation au potentiel hydrique du végétal.

$$\psi = -P + \pi_x$$

expression dans laquelle ψ est le potentiel hydrique, $-P$ le potentiel correspondant à la tension hydrostatique et π_x le potentiel

osmotique de la sève brute. Ce dernier terme étant négligeable devant P, on peut écrire :

$$\psi = P$$

4.2. EQUILIBRE POTENTIEL HYDRIQUE ENTRE LE SOL ET LA PLANTE LORSQUE LE FLUX TRANSPIRATOIRE S'ANNULE

4.2.1. ETUDE SUR LE TERRAIN

Au cours de la journée le potentiel hydrique de la plante (ψ_{Pl}), qui est toujours négatif, passe d'une valeur maximale en fin de nuit (ψ_{max}) à un plateau de la valeur (ψ_{min}), au milieu de la journée (fig. 4.1.). Lorsque ce minimum est atteint, il devient possible d'étudier l'évolution du potentiel en condition de flux nul. Dans ce but, le potentiel ψ_{Pl} est mesurée sur une plante qui transpire abondamment (en fin de matinée, par exemple). Une chambre opaque et tapissée de tissu éponge humide est ensuite placée sur la plante (ici un pied d'*Arthrocnemum* dans un peuplement clairsemé où les pieds sont facilement distinguables les uns des autres). Périodiquement, un rameau est prélevé pour suivre le potentiel. La figure 4.2. présente cette évolution. Au bout de deux heures

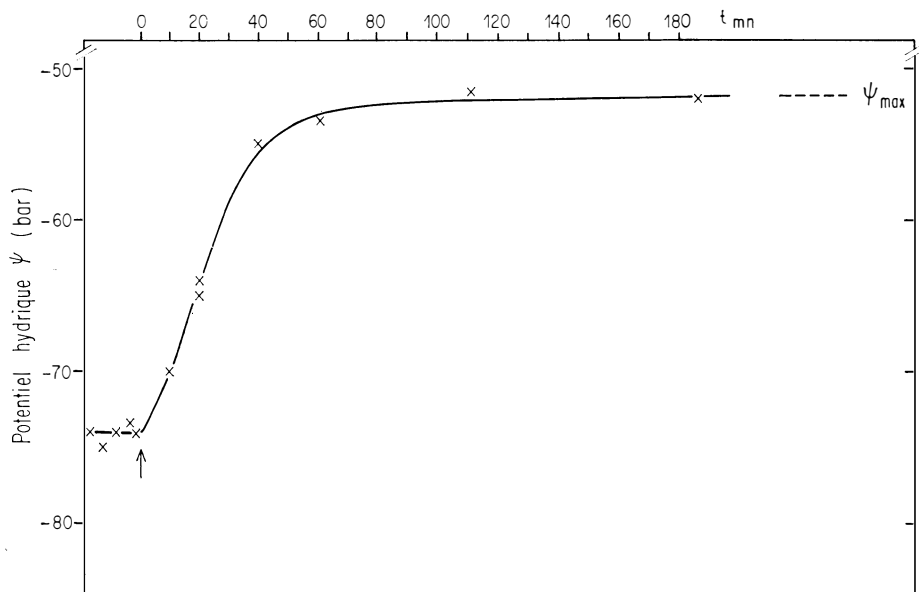


Fig. 4.2 — Cinétique de récupération de potentiel hydrique sur une plante (ici un pied d'*Arthrocnemum glaucum* L. isolé dans une population peu dense) après suppression brutale de la transpiration à l'instant $t = 0$ (pose d'une chambre humide recouvrant l'ensemble des parties aériennes du végétal).

environ le potentiel se stabilise autour d'une valeur qui représente l'équilibre entre ψ_{P1} et ψ_s .

Si, sur le même pied, on mesure en fin de nuit, le potentiel de la plante laissée à l'air libre on observe une valeur de potentiel maximum (ψ_{\max}) voisine de ce potentiel d'équilibre (Benamara, 1976). Sur la base de cette observation, le potentiel avant le lever du soleil (ψ_{\max}) a été pris comme caractérisant le potentiel moyen dans la rhizosphère du végétal.

Au cours de la saison, si l'on compare le potentiel maximum de la plante et celui de la nappe aquifère (calculé à partir de la salinité moyenne dans le premier mètre), on observe une différence (Δ) allant de quelques bars à plusieurs dizaines de bars, suivant la période de l'année. Ceci a été vérifié le long du transect de la Gacholle Nord (tableau 4.I) (1).

TABLEAU 4.I

Evolution saisonnière de la profondeur de la nappe (d en cm) et de la différence entre le potentiel hydrique de la nappe et le potentiel hydrique maximum de la plante (Δ en bars).

		Mai	Juin	Juillet	Août
Zone 4	d	14	17	32	25,5
	Δ	8,85	13,5	22,4	19,2
Zone 6	d	17	22	37	22
	Δ	0	21,3	38	36,5

Tout se passe comme s'il existait entre la nappe et la plante une forte chute de potentiel hydrique. Il est possible d'avancer l'hypothèse selon laquelle cette chute de potentiel est liée à la profondeur (d) de la nappe. Dans la zone 4 du transect, la relation semble très bonne et pourrait éventuellement confirmer l'hypothèse. Dans la zone 6, par contre, la relation est moins évidente et un autre phénomène doit intervenir qui accentue la chute de potentiel alors que la distance à la nappe varie peu. Il faudrait signaler, à ce propos, l'effet de distillation dû à l'absorption de l'eau par les racines. Celles-ci en effet absorbent une solution peu salée et provoquent par conséquent une salinisation de la zone qu'elles exploitent. Le potentiel hydrique de la solution qui entoure les racines est ainsi abaissé (Gardner, 1967 ; Bresler, 1973).

(1) Pour les détails de l'étude concernant le potentiel hydrique et la transpiration le long du transect, voir Berger A., Corre J.J. et Heim G., 1978.

La chute de potentiel alors observée (Δ) ne correspond plus uniquement au transfert d'eau de la nappe vers la plante, mais également à une salinisation de la rhizosphère. Ceci pourrait être le cas dans la zone 6 où l'enracinement est très concentré en surface et extrêmement faible en profondeur. Par contre, dans la zone 4, où l'enracinement de surface est doublé d'un enracinement important compris entre 40 et 80 cm de profondeur le phénomène de salinisation est plus diffus dans l'ensemble du profil. Une étude plus détaillée des composantes capillaires et osmotiques du profil devrait apporter des précisions et permettre de vérifier ces hypothèses.

Lorsque la transpiration s'élève, Δ augmente considérablement et sa valeur est un indice de l'énergie nécessaire pour faire circuler l'eau dans le système sol-plante. Cette valeur dépend notamment de la résistance totale du système à la circulation de l'eau. Pour comparer les deux zones (4 et 6) sur cette base, il nous faut donc définir un critère qui caractérise l'énergie nécessaire pour faire circuler l'unité de masse d'eau dans l'unité de surface de sol et pendant l'unité de temps. Ce paramètre, que nous appellerons R , correspond au rapport Δ'/T' dans lequel T' est la transpiration maximale observée au cours de la journée et Δ' la différence de potentiel entre la plante et la nappe au même moment (fig. 4.3.). Ce rapport reste relativement constant au cours de la saison dans la zone 4, alors qu'il augmente progressivement dans la zone 6. Cette observation semble confirmer le rôle important de la répartition des racines dans une zone superficielle du profil (zone 6) ou dans des parties plus profondes (zone 4).

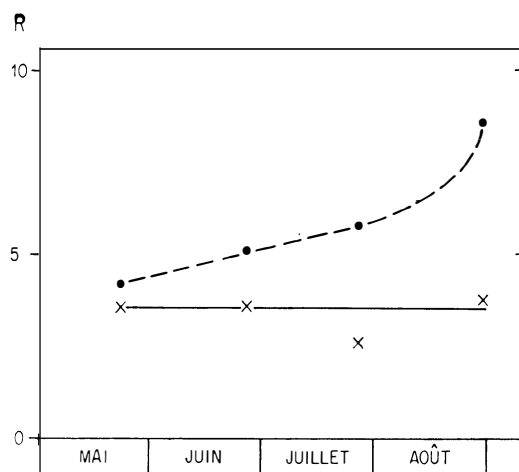


Fig. 4.3 — Evolution saisonnière de la résistance à la circulation de l'eau entre la nappe et la plante dans les zones 4 (x—x) et 6 (●---●) du transect Gacholle nord. (Unités arbitraires.)

2°) Etude en conditions contrôlées

Toutes ces considérations supposent implicitement que, comme chez les glycophytes, le végétal se met en équilibre de potentiel avec la solution qui baigne les racines. Or, il n'existe pas chez les halophytes de preuve expérimentale de cette hypothèse. Nous avons donc été amenés à réaliser au laboratoire une analyse des conditions de cet équilibre. Pour cela nous avons cultivé en milieu liquide à 4 salinités (0,1, 3, 12 et 35 gNaCl/litres) des salicornes annuelles (*Salicornia patula* Duv. Jouve).

Le potentiel hydrique a été mesuré, sur des plantes âgées de quatre-vingts jours, après une période de 12 heures à l'obscurité et à très faible niveau de transpiration (inférieur à 1/20 du niveau transpiratoire de la phase diurne).

Les résultats (fig. 4.4.) montrent que pour une large gamme de salinité, l'équilibre de potentiel attendu n'est pas observé et cet équilibre n'a lieu que pour des salinités correspondant à environ —25 bars. Le déséquilibre ($\Delta\psi_0$) est tout à fait comparable au phénomène d'*épictèse* mis en évidence par Lapicque sur des algues marines filamenteuses du genre *Ectocarpus*.

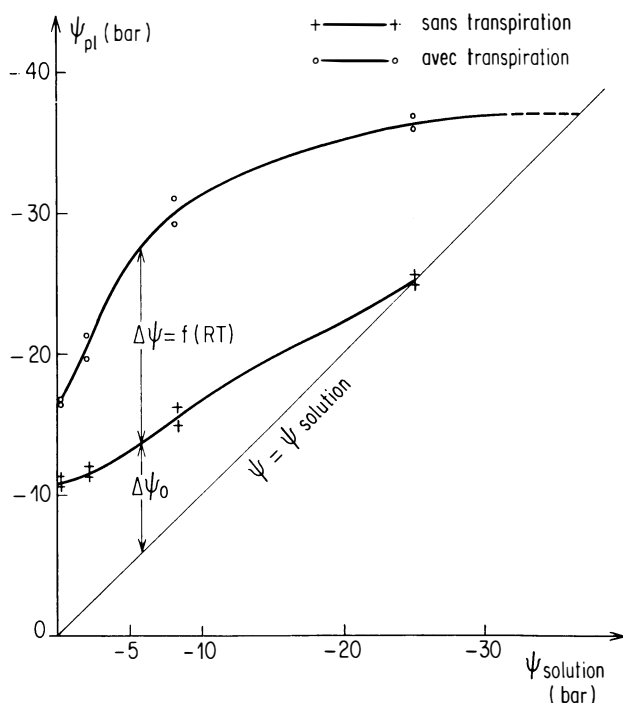


Fig. 4.4 — Relation entre le potentiel hydrique (ψ_{pl}) dans la vascularisation des salicornes et le potentiel hydrique de la solution nutritive ($\psi_{solution}$).

Entre les valeurs d'équilibre théorique, qui seraient représentées par la bissectrice ($\psi_{pl} = \psi_{sol}$) et les valeurs d'équilibre réel, nous observons une chute de potentiel $\Delta\psi_0$, qui est d'autant plus élevée que la salinité de la solution est faible. Notre hypothèse de départ ne paraît donc pas applicable aux halophytes et nous voyons ainsi que la chute de potentiel (Δ) observée sur le terrain pourrait avoir une origine différente de celle postulée lors de la première analyse des résultats. Toutefois, il faut signaler que dans la gamme potentiel d'équilibre observée sur le terrain les valeurs se situent le plus souvent au-delà de -25 bars, valeur pour laquelle en conditions expérimentales l'équilibre entre la plante et la solution semble atteint.

CONCLUSION

Ainsi dans des conditions expérimentales où la liaison directe plante-nappe aquifère ne fait pas de doute, l'équilibre de potentiel hydrique prévu par la théorie, en condition de transpiration nulle, n'est pas observée.

Au niveau de la circulation de l'eau dans le système sol-plante, cette observation montre que tout déséquilibre hydrique entre la nappe et la plante n'implique pas forcément la rupture de la liaison racinaire et l'existence d'une zone de sol sans racine entre les deux.

En ce qui concerne l'écophysiologie de l'alimentation en eau chez les halophytes ce déséquilibre permanent entre plante et nappe est difficile à interpréter en l'absence de mesures plus détaillées de l'équilibre hydrique et notamment du potentiel osmotique de la sève brute et du milieu intracellulaire. Il indique cependant que le végétal n'est pas soumis à une variation de contrainte hydrique d'amplitude aussi élevée qu'il le serait si chaque nuit il revenait à l'équilibre avec la nappe. Il y aurait donc là une caractéristique tendant à atténuer non pas le niveau de la contrainte hydrique mais plutôt l'amplitude de sa variation.

RESUME

Des études sur le terrain mettent en évidence une différence de potentiel hydrique élevée entre la nappe aquifère et la plante ($-8 > \Delta\psi > -20$ bars) quand la transpiration est très faible. La valeur de cette différence dépend de la profondeur de la nappe aquifère et du profil d'enracinement. Or, on admet en général que lorsque la transpiration est voisine de zéro, le potentiel de la plante tend vers une valeur voisine du potentiel dans la rhizosphère et que par conséquent toute différence entre la nappe et la plante correspond à la différence entre nappe et rhizosphère et non entre rhizosphère et plante.

Cependant, des résultats obtenus sur *Salicornia patula* Duv.-Jouve cultivée à différentes salinités — de -1 à -25 bars — montrent que dans la plupart des cas existe une différence de potentiel hydrique entre la plante et la solution nutritive. Ceci semble donc indiquer qu'une partie de la chute de potentiel observée sur le terrain est due non seulement à des caractéristiques du sol et du profil racinaire mais également de caractéristiques physiologiques du végétal qui amènent celui-ci à maintenir, même en conditions de non-transpiration, une chute de potentiel entre la plante et la rhizosphère.

SUMMARY

Field measurements have shown an important water potential difference between the water table and plants ($-8 > \Delta \psi > -20$ bars), when the transpiration is very low. The range of this difference depends on the depth of the water table and the root density profile. Under conditions of very low transpiration, plant water potential is quite likely close to that of the root zone. The difference in water potential between the plants and the water table is thought to correspond to a difference between the water table and the rhizosphere, and not between the rhizosphere and the plants themselves.

Laboratory experiments carried out with *Salicornia patula* Duv.-Jouve grown in different nutrient solutions (from -1 to -25 bars) have shown that in many cases there is a large water potential difference between the plants and the nutrient solutions. Such a difference suggests that part of the water potential drop occurring in field conditions is a result not only of soil and root profile parameters, but also of other plant functions that, in the absence of transpiration, maintain a water potential drop between the plant and the rhizosphere.

GLOSSAIRE TECHNIQUE

Potentiel hydrique (ψ) : Energie de liaison de l'eau avec le système. Bien qu'il s'agisse d'une énergie, s'exprime généralement en bar et correspond alors à la pression qu'il faut appliquer au système pour en extraire l'eau libre. Chez un végétal le potentiel hydrique est la somme d'un potentiel d'origine osmotique (π), d'un potentiel d'origine capillaire (τ) et d'un potentiel d'origine hydrostatique (P ou T).

Potentiel de turgescence (P) : Potentiel d'origine hydrostatique correspondant à la pression régnant dans les cellules. Ce potentiel est la plupart du temps positif. Dans la vascularisation ce potentiel est la plupart du temps négatif et correspond à une tension hydrostatique (T).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BENAMARA, A. (1976). — Contribution à l'étude des réserves hydriques du végétal. Thèse de spécialité, U.S.T.L., Montpellier.
- BERGER, A., CORRE, J.J. et HEIM, G. (1978). — Structure, productivité et régime hydrique et phytocénoses halophiles sous climat méditerranéen. *La Terre et la Vie*, 32 (2) : 241-278.
- BRESLER, E. (1973). — Solute movement in soils. In : Yaron R. *et al.*, *Arid Zone Irrigation. Chemistry of irrigated soil - Theory and application*. Springer-Verlag.
- FISCUS, E.L. (1975). — The interaction between osmotic and pressure induced water flow in plant roots. *Plant Physiol.*, 55 : 917-922.
- GARDNER, W.R. (1967). — Water uptake and salt distribution patterns in saline soils. In : *Isotope and Radiation Techniques in Soil Physics and Irrigation Studies*, 335-340. Vienna : International Atomic Energy Agency.
- GRADMANN, H. (1928). — Untersuchungen über die wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzennwachstums. *Jb. wiss. Bot.*, 69 (1) : 1-100.
- HONERT, T.H. Van den (1948). — Water Transport in Plants as a Catenary Process. *Disc. Faraday Soc.*, 3 : 146-153.
- O'LEARY, J.M. (1959). — The effect of salinity on permeability of roots to water. *Israël J. Bot.*, 18 : 1-9.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D. and HEMMINGSEN, E.A. (1965). — Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148 : 339-346.